

忍冬科的数值分类初试*

徐炳声

(复旦大学生物系)

一、引言

关于忍冬科 (Caprifoliaceae) 的系统发育和分类问题, 一个多世纪以来有不少学者应用了形态学、解剖学、胚胎学、细胞分类学、孢粉学、古植物学、化学分类学和血清学等方法做了大量工作, 就分族系统 (tribal system)、原始类型和科的起源等问题提出了不少方案和设想, 但至今远未取得一致的意见。本文应用数值方法和电子计算机技术, 通过对忍冬科 33 个代表种的性状之间的相关性和分类群之间相似值的计算, 获得了该科分族系统的梗概, 并对某些属的系统地位和归属等问题作出了讨论。

二、忍冬科的分类学背景

忍冬科总共有 13 属^{1), 2)} 约 500 种, 主要分布于北温带和热带山地, 而以东亚和北美东部种类最为丰富。

1830 年, A. P. de Candolle^[5] 根据花冠和花柱的形态第一次为忍冬科设立了两个族——接骨木族 *Sambuceae* (包括接骨木属 *Sambucus* 和荚蒾属 *Viburnum*) 和忍冬族 *Lonicereae* [包括葎子蕪属 *Triosteum*, 毛核木属 *Symphoricarpos*, 六道木属 *Abelia*, 北极花属 *Linnaea*, 忍冬属 *Lonicera*, 风吹箫属 *Leycesteria*, 黄锦带属 *Diervilla*, *Aidia* (现属于茜草科), *Valentiana* (此属地位未定) 和 *Karpeton* (= 葎子蕪属)]。二十五年以后, C. A. Meyer^[15] 根据果实的不同性质把黄锦带从忍冬科中分出来另立新族——黄锦带族 *Diervilleae*。

1873 年, J. D. Hooker 在他与 G. Bentham 合写的巨著《植物志属》(Genera Plantarum)^[3] 中沿用了 De Candolle 的二个族, 但把五福花属 *Adoxa* (现属于五福花科 *Adoxaceae*) 归入接骨木族, 把 *Macrosplenium* (= *Machaonia*, 茜草科), *Pentaptyxis* (现属于风吹箫属) 和 *Alseosmia* (现属于茜草科) 归入忍冬族, 并把 *Aidia*, *Valentiana*, 和 *Karpeton* 从忍冬科内剔除掉。

1891 年, K. Fritsch^[7] 对忍冬科的分族系统作了大幅度的改革。他根据子房的能育室数和每室的胚珠数把 De Candolle 的二个族分成下面四个族: (1) 接骨木族 *Sambuceae*, 包括接骨木属; (2) 荚蒾族 *Viburneae*, 包括荚蒾属和葎子蕪属; (3) 北极花族 *Linnaeae*,

* 承中国科学院植物研究所秦仁昌教授、徐克学同志审阅全文, 复旦大学缪柏茂、黄笑英同志协助计算, 特此一并致谢。本文的计算是在我校的 719 计算机上进行的, 全部计算数据均保存在我校。

1) 属的地位曾经有过争议的 *Alseuosmia*, *Periomphale*, *Pachydiscus*, *Carlemannia* 和 *Silvianthus* 均划归茜草科, 不在本文范围之内。

2) 本文视 *Zabelia* (Rehd.) Makino ex Hisauchi et Hara 为六道木属 *Abelia* 的一部分; 视 *Macrodiervilla* Nakai 为黄锦带属 *Diervilla* 的一部分。

包括毛核木属、双盾木属 *Dipelta* 和北极花属 (包括现属于六道木属 *Abelia* 的种在内); (4) 忍冬族 *Lonicereae*, 包括 *Alseuosmia*、忍冬属、黄锦带属和风吹箫属。

L. Diels^[6] 全面沿用了 Fritsch 的方案,但他把双盾木属从北极花族移至忍冬族。

G. Wagenitz^[21] 在 1964 年发表的、Engler 著《植物分科纲要》(Syllabus der Pflanzenfamilien) 的第 12 版中把 Fritsch 的分族方案扩大到五个族,其中包括 Meyer 的黄锦带族。后来 Troll 和 Weberling^[20] 根据对科内花序形态的广泛研究,支持把忍冬科分成五个族的意见。

1969 年, J. Hutchinson^[22] 对忍冬科的分族系统作了大规模的调整,把北极花族和黄锦带族归并到忍冬族内作为异名,并提出一新族——莛子藨族 *Triosteae*。

N. Fukuoka^[9] 在综合了前人工作的基础上,尤其重视花部的维管束解剖构造在系统发育中的地位,提出了包括 6 族 15 属的忍冬科分族系统如下: (1) 接骨木族 *Sambuceae*, 包括接骨木属; (2) 荚蒾族 *Viburneae*, 包括荚蒾属; (3) 莛子藨族 *Triosteae*, 包括莛子藨属; (4) 北极花族 *Linnaeae*, 包括毛核木属、北极花属、双盾木属、蝟实属 *Kolkwitzia*、六道木属和 *Zabelia*; (5) 黄锦带族 *Diervilleae*, 包括 *Macrodiervilla*、黄锦带属和锦带花属 *Weigela*; (6) 忍冬族 *Lonicereae*, 包括风吹箫属、忍冬属、和? 七子花属 *Heptacodium*。

三、材料和方法

由于忍冬科是一个拥有 13 属约 500 种的科,无论在时间、材料和计算机的容量方面都不允许同时研究全部或大部分的种,因此本文大致按属内形态分化式样和种数的多少从每属中抽取 1—9 个种来代表该属,每个代表种在这里作为一个运算分类单位 (operational taxonomic unit's, 简称 OTU'S), 计共有 33 个 OTU'S, 分别属于忍冬科的 13 个属。

尽管忍冬科在形态学以外的其他学科领域都积累了不少研究资料,但要把这些资料用作本文的数据则显得有些参差不齐。因此我们最后还是以在分属上至关重要的植物的外部形态作为性状选择的主要依据,把其它研究资料作为讨论时的参考。我们共选择了 35 个性状 (characters), 在最后的实际使用中用了 32 个。这些性状¹⁾是: 1. 生活型 (草本与木本); 2. 生长习性 (株直立、匍匐或缠绕) (3); 3. 茎干有无皮孔; 4. 小枝有髓或中空; 5. 复叶或单叶; 6. 花序 (伞房和圆锥花序, 聚伞花序, 或总状和穗状花序) (3); 7. 总花梗上的花是否成对而生; 8. 相邻两花的子房分离或多少合生; 9. 萼裂片数 (3); 10. 萼裂片宿存与否; 11. 萼裂片在果期增大与否; 12. 萼筒有无宿存翅状小苞片; 13. 花冠裂片数 (2); 14. 花冠辐射对称或左右对称; 15. 花冠下唇裂片数 (4); 16. 花冠筒与裂片的长度比; 17. 花冠内有无蜜腺; 18. 雄蕊数; 19. 雄蕊等长或两强; 20. 花药内向或外向; 21. 心皮数 (5); 22. 能育子房室数 (6); 23. 每能育子室的胚珠数; 24. 子房上端有无缢缩的“颈”; 25. 子房下位或半下位; 26. 柱头头状或多少分裂; 27. 花柱长度; 28. 果实肉质或干燥; 29. 果实开裂与否; 30. 果实有无坚硬内果皮; 31. 果实内种子数; 32. 种子有无翅。

上述性状中的数量性状和质量性状都被转换成一至多个两状态的性态 (states), 共计

1) 性状后面 () 中的数字指性态数; 未加注 () 者指只有两个相互对立的性态。

51 个性态, 在计算和数据处理时以 1, 0, 进行计算, 然后用联合系数法 (association coefficient method) 来计算每对 OTU'S 之间的系数, 其公式为:

$$S\phi = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}$$

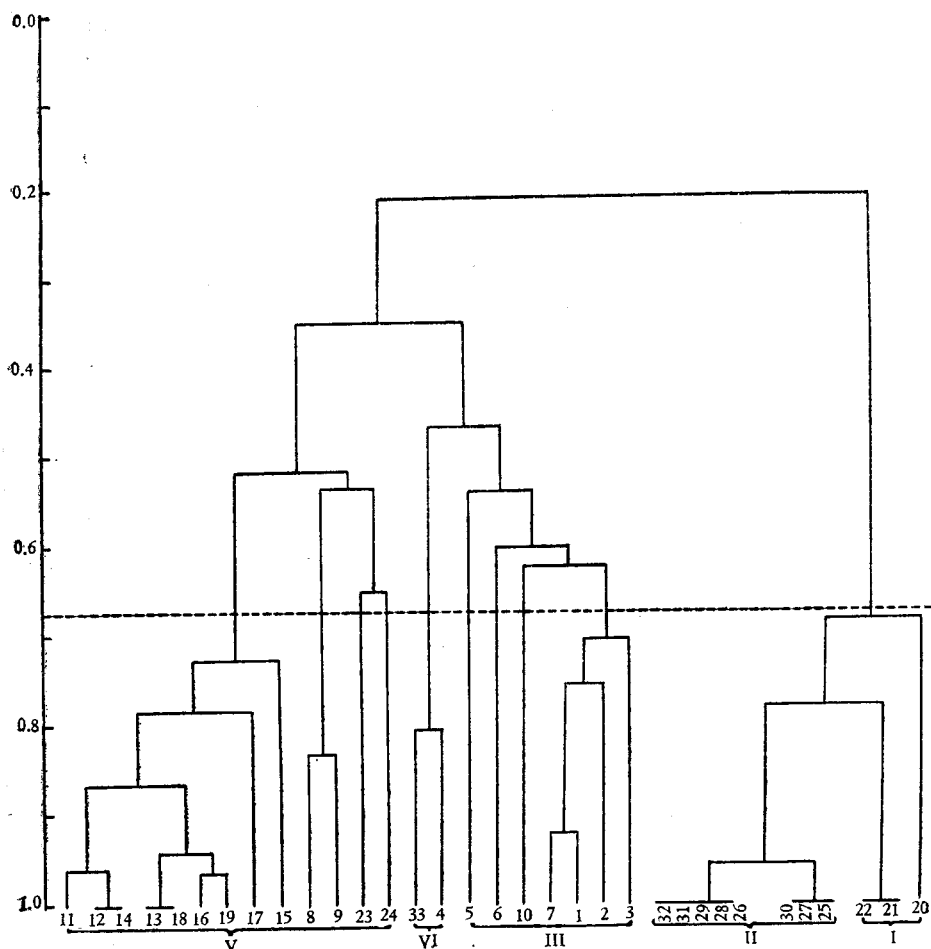


图1 忍冬科树状图中运算分类单位 (OTU) 所代表的分类群的名单

1. *Abelia chinensis* R. Br. 2. *A. dielsii* (Graebn.) Rehd. 3. *A. engleriana* (Graebn.) Rehd. 4. *Diervilla sessilifolia* Buckl. 5. *Dipelta elegans* Maxim. 6. *Heptacodium jasminoides* Airy Shaw 7. *Kolkwitzia amabilis* Graebn. 8. *Leycesteria formosa* Wall. 9. *L. gracilis* (Kurz) Airy Shaw 10. *Linnaea borealis* L. 11. *Lonicera caprifolium* L. 12. *L. japonica* Thunb. 13. *L. maackii* (Rupr.) Maxim. 14. *L. macrantha* (D. Don) Spreng. 15. *L. microphylla* Willd. ex R. & Z. 16. *L. modesta* Rehd. 17. *L. praeflorens* Batal. 18. *L. ruprechtiana* Regel 19. *L. tatarica* L. 20. *Sambucus canadensis* L. 21. *S. nigra* L. 22. *S. williamsii* Hance 23. *Symphoricarpos albus* (L.) Blake 24. *Triosteum pinnatifidum* Maxim. 25. *Viburnum carlesii* Hemsl. 26. *V. cinnamomifolium* Buch.-Ham. 27. *V. erubescens* Wall. 28. *V. hanceanum* Maxim. 29. *V. luzonicum* Rolfe. 30. *V. mongolicum* (Pall.) Rehd. 31. *V. odoratissimum* Ker 32. *V. opulus* L. 33. *Weigela florida* (Bunge) DC.

I. 接骨木族 Sambuceae II. 荚蒾族 Viburneae III. 北极花族 Linnaeae IV. 黄锦带族 Diervilleae
V. 忍冬族 Lonicereae

系数的计算结果产生出一个相似性矩阵 (similarity matrix), 由于这个矩阵较大, 不便在本文中列出。然后再根据这个矩阵进行簇分析 (cluster analysis)。簇分析的方法很多, 本文仅应用了一种目前广泛采用的非加权算术平均偶组法 (unweighted pair-group method using arithmetic averages, 即 UPGMA)¹⁾, 由此获得了树状图 (dendrogram) (图 1)。必须指出, 此图中有好几个 OTU'S 的相似值为 1, 并不表示它们属于同一个种, 而是由于这些分类群在这 32 个性状范围内恰好都具有相同的性态。

四、讨 论

从图 1 可以看出以下三种情形: (1) 树状图有二大分枝, 一支包括接骨木属的第 20—22 种和荚蒾属的第 25—32 种, 另一支包括属于其他 11 个属的各种; (2) 第二大支又可分为二小支, 一支包括属于蝟实属、六道木属、北极花属、七子花属、双盾木属、黄锦带属和锦带花属的第 1—7、第 10 及第 33 种, 另一小支包括属于薤子薰属、毛核木属、风吹箫属和忍冬属的第 8、第 9、第 11—19、第 23 和第 24 种; (3) 如果把分族的同型种线 (phenon line) 划在 0.6820 处, 并参照当前最流行的分族方案, 那么可以把整个 33 个 OTU'S 大致分成 5 个族, 即: I. 接骨木族 (仅接骨木属), II. 荚蒾族 (仅荚蒾属), III. 北极花族 (包括蝟实属、六道木属、北极花属、七子花属和双盾木属), IV. 黄锦带族 (包括黄锦带属和锦带花属), V. 忍冬族 (包括薤子薰属、毛核木属、风吹箫属和忍冬属)。

上述情况与 Troll 和 Weberling^[20] 的研究结果基本一致。这两位学者根据他们认为在系统发育上占重要地位的花序的形态把忍冬科分成三种类型: (1) 单轴型 (monotelic type), 包括接骨木族和荚蒾族; (2) 合轴型 (polytelic type), 包括忍冬族 (薤子薰属和毛核木属也在其中), 和 (3) 过渡型, 包括北极花族和黄锦带族。

但这一分族方案显示出与某些研究结果之间的根本矛盾, 归纳起来有以下几个方面: (1) 接骨木族 (第 20—22 种) 和荚蒾族 (第 25—32 种) 的分族同型种线是整个树状图中的最高者, 说明这两族之间的相关性较之其他族之间者要大得多; (2) 薤子薰属 (第 24 种) 与毛核木属 (第 23 种) 在树状图的系统地位上最接近忍冬族的风吹箫属 (第 8—9 种) 而不是北极花族第 1—3、第 5—7、第 10 种或荚蒾族; (3) 七子花属 (第 6 种) 的系统位置在北极花族的范围之内。这三种情况恰恰与当前忍冬科分类系统中存在的三个有争议的问题密切相关。下面试对这三个问题逐一进行讨论。

(一) 关于接骨木属 *Sambucus* 和荚蒾属 *Viburnum* 的系统地位。

早在 1892 年, F. Höch^[11] 根据接骨木属的伞形花序和外向花药就主张把它从忍冬科转移到败酱科。A. M. Wilkinson^[23] 在对忍冬科植物的花的维管束解剖构造作了广泛研究以后, 指出接骨木属和荚蒾属的花部解剖结构彼此相似, 是科内最进化的, 与其他属有明显的不同。她还提出了忍冬科通过接骨木属而与四照花科的四照花亚科 *Cornoideae* 之间的亲缘关系的崭新论点。她认为忍冬科的接骨木属——荚蒾属类群可能起源于原始的四照花科复合群 (Cornaceous complex)。接着, Metcalfe 和 Chalk^[14] 强调接骨木属在茎的结构上的特殊性质, 在叶柄的皮层区域出现晶砂 (crystal sand), 在茎内存在狭叶、厚

1) 此法在 Sneath 和 Sokal 的《数值分类学》^[19] 一书中作了介绍。

壁中柱鞘纤维、作切向排列的次生木质部、短的导管分子、稀少的傍管薄壁组织,和具单纹孔的纤维,与科内的其他属迥然有别。E. Moissl^[14] 通过对忍冬科胚囊发育式样的研究发现唯有接骨木属是属于五福花型 (Adoxa-type), 而其余各属均属于蓼型 (Polygonum-type)。Hillebrand 和 Fairbrother^[10] 的血清学实验结果支持了 Wilkinson 的论点,表明接骨木属与四照花属 *Cornus* 系属于同一血清类型。他们认为这两属之间关系的密切程度不亚于接骨木属与忍冬科其他属之间的关系。所有这些也许就是 Airy-Shaw^[2] 在其修订的《有花植物辞典》的第八版中重新起用 Link 早期所建立的接骨木科 *Sambucaceae* 的原因。但 Bohm 和 Glennie^[4] 关于忍冬科化学分类的研究,尽管发现接骨木属为科内唯一具含氰化合物的属,然而由于三羟基黄酮 (amentoflavone) 也只有从荚蒾属中的若干种内提到,因此不支持把接骨木属独立出来成立新科。

根据 Sax 和 Kribs^[18] 的报道,忍冬科内各属染色体的大小较之染色体数目 ($X = 8$ 和 9) 具有较为明显的差异,以接骨木属和荚蒾属的染色体最大 (1.25—2 微米),忍冬属居中 (0.5 微米),其他各属均较小 (0.2 微米以下)。有趣的是,这项研究结果与花粉形态的资料^[1] 恰成反比,即这两个属的花粉粒大小一般只有 $11.1 \times 18.5 \mu - 28.6 \times 26.4 \mu$, 而科内的许多属则明显地较大,通常为 $47.4 \times 53.8 \mu - 69.8 \times 68.2 \mu$ 。

如果用上述资料来同我们的树状图作一对照,那末不难看出由于接骨木族和荚蒾族之间的关系远远超过它们同忍冬科其他族之间的关系,因而支持了 Wilkinson 关于这两个族在系统发育和起源上的特殊地位的论点。根据同样理由,认为把接骨木属从忍冬科中独立出来成立接骨木科的做法恐怕也不算过分,但似乎同时应把荚蒾属也包括在内。

(二) 关于薔子蘆属 *Triosteum* 和毛核木属 *Symphoricarpos* 的归属问题。

Fritsch^[7] 鉴于薔子蘆属的子房每室只有一个胚珠而把它放在荚蒾族内。尽管如此,他认为该属的系统地位可能介乎荚蒾族和忍冬属之间,因为它具有与忍冬属相似的细长花柱和不整齐花冠。但 Wilkinson^[23] 根据花的解剖和比较形态学观察结果,明确指出薔子蘆属不应放在荚蒾族内。接着, Wagenitz^[21] 进一步主张把薔子蘆属从荚蒾族中分出来成为一独立的族。但把这一设想变为现实的是 J. Hutchinson^[12], 他在其著名的《有花植物属志》第二卷中建立了薔子蘆族 *Triosteae*。

Troll 和 Weberling^[20] 在对忍冬科的花序进行了广泛研究之后,提出了与众不同的观点,即薔子蘆属和毛核木属应该归入忍冬族。他们指出,薔子蘆属中的某些种的花序是穗状的,其中每一最基本的单位是由三朵花组成的,因此与忍冬属的盘叶亚属 Subgen. *Caprifolium* 有关联,而毛核木属的果实结构也应属于忍冬族。他们又认为毛核木属的花序是总状的,与北极花族中其他属的花序不同,不应归入该族。但 Fukuoka^[8] 认为这一论点与其他分类性状,特别是花的解剖特征的研究结果不符,而主张把毛核木属归入北极花族。

但我们的树状图显示薔子蘆属、毛核木属和风吹箫属之间存在着不可分割的联系,与 Troll 和 Weberling 的论点相吻合。根据这幅图,把薔子蘆属放入荚蒾族,以及把毛核木属放入北极花族都显得不大合理。但如果单单把薔子蘆属从忍冬族中抽出来另立新族,则又怎样来处理好毛核木属和风吹箫属的归属问题呢? 由此看来,采用包括这三个属在内的广义忍冬族概念也许比较合适。

(三) 关于七子花属 *Heptacodium* 的归属问题。

A. Rehder^[17] 在发表七子花属时指出, 该属的花序与忍冬属的盘叶组 *Sect. Caprifolium* 相似, 而其子房和果实的构造则与六道木属接近。Metcalf^[13] 根据对叶和木材的解剖研究的结果, 认为应该把七子花属放在忍冬族内。F. Weberling^[22] 认为从该属的花序来看应该属于忍冬族。Fukuoka^[9] 也暂时把它放在忍冬族内。但从树状图可以看出, 这个属与其说与忍冬族接近, 倒不如说它更接近于北极花族。当然, 由于尚未有人对这个属进行过深入细致的研究, 它的归属问题有待作进一步探索。

鉴于本文只选择了 33 个性状, 而且绝大多数是外部形态性状, 因此根据对这些性状的簇分析获得的树状图只能说仅仅反映了忍冬科各属及其代表种之间在这些性状上的相关性。树状图中之所以出现某些反常现象[如以(1)为代表的 *Abelia chinensis* 和以(7)为代表的 *Kolkwitzia amabilis* 在同型种线不到 0.9 时即行结合, 而 *A. chinensis* 反而和同属的以(2)为代表的 *A. dielsii* 和以(3)为代表的 *A. engleriana* 到 0.8—0.7 处才结合, 以及以(21), (22)为代表的 *Sambucus* 的两个种反而和以(25—31)为代表的 *Viburnum* 的种先结合, 然后再和以(20)为代表 *Sambucus canadensis* 结合], 可能是由于所选性状较少之故。由此可见, 本文在上面三个有争议问题上所提出的论点是有其局限性的, 只能作为探索忍冬科系统发育时参考。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960: 中国植物花粉形态, 科学出版社。
- [2] Airy-Shaw, 1973: A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. 8th ed. Cambridge University Press.
- [3] Bentham G. & J. D. Hooker, 1873: Genera Plantarum 2: 1—7. London.
- [4] Bohm B. A. & C. Wm. Glennie, 1971: A chemosystematic study of the Caprifoliaceae. *Canad. J. Bot.* 49: 1799—1809.
- [5] Candolle A. P. de., 1830: Caprifoliaceae, Prodrum Plantarum 4: 321—340. Paris.
- [6] Diels L., 1936: Caprifoliaceae, in Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 11th ed., 361—362. Berlin.
- [7] Fritsch K., 1891: Caprifoliaceae, in Die Natürlichen Pflanzenfamilien 4-4: 156—169. Leipzig.
- [8] Fukuoka N., 1968: Phylogeny of the tribe Linnaeae. *Acta Phytotax. Geobot.* 23: 82—94.
- [9] Fukuoka N., 1972: Taxonomic study of the Caprifoliaceae. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Biol.* 6: 15—58.
- [10] Hillebrand G. R. & D. E. Fairbrothers, 1970: Phytosociological systematic survey of the Caprifoliaceae. *Brittonia* 22: 125—133.
- [11] Hoch F., 1892: Zur systematischen Stellung von Sambucus. *Bot. Centrabl.* 51: 233—234.
- [12] Hutchinson J., 1969: Caprifoliaceae, The Genera of Flowering Plants, Dicotyledons 2: 81—89. Oxford.
- [13] Metcalfe C. R., 1952: Notes on the anatomy of Heptacodium. *Kew Bull.* 1952: 247—248.
- [14] Metcalfe C. R. & L. Chalk, 1950: Caprifoliaceae, Anatomy of the Dicotyledons 2: 752—758. Oxford.
- [15] Meyer C. A., 1855: Einige Bemerkungen über Diervilla, Weigela, Calysphysum, und eine neue, mit ihnen verwandte Gattung. *Bull. Phys. Math. Acad. Sci. St. Pétersb.* 2, 13: 216—220.
- [16] Moissl E., 1941: Vergleichende embryologische Studien über die Familie der Caprifoliaceae. *Osterr. Bot. Zeitsch.* 90: 153—212.
- [17] Rehder A., 1916: Caprifoliaceae, in Sargent, Plantae Wilsonianae 2: 617—619.
- [18] Sax K. & D. A. Kribs, 1930: Chromosomes and phylogeny in Caprifoliaceae. *J. Arn. Arb.* 11: 147—153.
- [19] Sneath P. H. & R. R. Sokal, 1973: Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco & London.

- [20] Troll, W. & F. Weberling, 1966: Die Infloreszenzen der Caprifoliaceen und ihre systematische Bedeutung. *Abh. Acad. Wiss. Lit. Mainz, meth. naturw. Kl.* 1966: 455—605.
- [21] Wagenitz G., 1964: Caprifoliaceae, in Melchior, Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 12th ed. 2: 473—475. Berlin.
- [22] Weberling F., 1966: Zur systematischen Stellung der Gattung Heptacodium Rehder. *Bot. Jahrb.* 85: 253—258.
- [23] Wilkinson A. M., 1949: Floral anatomy and morphology of Triosteum and of the Caprofoliaceae in general. *Amer. J. Bot.* 36: 481—489.

A PRELIMINARY NUMERICAL TAXONOMY OF THE FAMILY CAPRIFOLIACEAE

HSU PING-SHENG

(Department of Biology, Fudan University)

Abstract

A numerical taxonomic study of *Caprifoliaceae* is presented. For the sake of analyzing the resemblances between the 33 species or OTU's selected at random from the total 13 genera of the family, a summation of 32 characters was employed in the numerical analyses. Raw data for each character were given equal weighting by condensation in order to have adequate comparisons, and the characters were converted to 51 states, each with a new range of zero to one. Owing to the lack of sufficient data from other lines for numerical analyses, the characters used in this study were largely morphological. The estimation of the coefficient resemblance between each pair or OTU's was established using the association coefficient method. The resulting values comprise the 33×33 OTU's basic similarity matrix. The clustering technique used was unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA).

It can be stated that the scheme of phenetic relationships shown in the resultant dendrogram (Fig. 1) is on the whole in accord with the concepts held by most current taxonomists, but with some noteworthy exceptions. If the phenon line of tribal demarcation is drawn at the level of 0.6820, the OTU's could be roughly divided into five groups or tribes. The fact that the highest degree of correlation between Group I *Sambuceae* and Group II *Viburneae* on the one hand, and the great distance between them and the rest genera of the family on the other hand agrees well with the data obtained from morphological (Troll and Weberling, 1966), anatomical (Wilkinson, 1949, Metcalfe and Chalk, 1950), embryological (Moissl, 1941), sereological (Hillebrand and Fairbrother, 1970), and phytochemical (Bohm and Glennie, 1971) researches. These two tribes are most probably members of different phylogenetic origin. *Triosteum* and *Symphoricarpos* both show their affinities with *Leycesteria* of Group V *Lonicereae* instead of Group III *Linnaeae* or Group II *Viburneae* as suggested by some taxonomists, and thus supports the opinion of Troll and Weberling (1966), who suggested that these two genera are members of the tribe *Lonicereae*. The location of the phylogenetically uncertain genus *Heptacodium* in the dendrogram shows its close

morphological similarity to the tribe *Linnaeae*.

Because of the relatively small number of characters considered in this work, and "taxonomic judgement" was used in selecting these characters which appeared to be most "basic" to the classification of genera in the family, as well as the limitation of numerical taxonomy in itself, the resultant scheme of tribal relationships presented in this paper is by no means phylogenetic, but one that provides an excellent check on ordinary taxonomic procedures.